Beiträge zur Kenntnis der Nyctaginiaceen.

Von

Hans Fiedler
Groß-Salze.

Mit 36 Figuren im Text.

Einleitung.

Unter den Familien der Centrospermen-Reihe haben die Nyctaginiaceen sich einer besonders großen Aufmerksamkeit seitens der Morphologen und Systematiker erfreut. Nicht mit Unrecht sagt EICHLER[1]) von ihr, daß es eine Familie sei, die ihrer mancherlei merkwürdigen Verhältnisse wegen bezeichnender »*Mirabileae*« heißen könnte: morphologische Ausbildung und phylogenetische Gliederung der Nyctaginiaceen bieten soviel des Interessanten, daß ich auch nach den genauen Aufnahmen über die Familie, die neuerdings BAILLON[2]), EICHLER[3]), BENTHAM und HOOKER[4]), HEIMERL[5]) zu danken sind, doch noch manches zu finden Gelegenheit hatte, was für Morphologie und phylogenetische Systematik von Interesse ist.

Meine Arbeit, die ich auf Veranlassung von Herrn Prof. Dr. MEZ unternommen habe, schließt sich in Anlage und Ziel den übrigen aus dem genannten Laboratorium hervorgegangenen Untersuchungen über Centrospermen-Familien an.

Bei diesen Untersuchungen hat es sich gezeigt, daß mit dem Eindringen in die intimen Details des Blütenbaues und der Anatomie dieser Familie wichtige Einblicke in ihre Phylogenie gewonnen werden konnten. Sie haben die Kenntnis der Centrospermen-Familien und ihre Verwandtschaftsverhältnisse vielfach auf neue Basis zu stellen vermocht.

Von besonderer Wichtigkeit waren die Arbeiten meiner Vorgänger, die feststellen, daß die Diagramme der Centrospermen-Blüten sich in ganz

1) EICHLER, Blütendiagramme II. S. 99.
2) BAILLON, Histoire des plantes IV. (1873).
3) EICHLER l. c. p. 99—105.
4) BENTHAM u. HOOKER, Genera plantarum III. (1888) p. 1—11.
5) HEIMERL in ENGLER-PRANTL, Nat. Pflanzenfam. III. 1. S. 14—32.

natürlicher Weise von einem einheitlichen Gesichtspunkte aus betrachten lassen, und daß die Benutzung des so gewonnenen Prinzips Einblicke in die Verwandtschaftsverhältnisse von Gruppen gestattet. Als Normaldiagramm der Centrospermen wurde festgestellt, daß die Blüten dieser großen Gruppe der Anlage oder auch der Ausbildung nach vierkreisig sind, d. h. aus einem Perianthkreis, zwei Staminalkreisen und einem Gynöcealkreise bestehen.

Während bei manchen Centrospermen-Familien, z. B. den Chenopodiaceen, Amarantaceen und Aizoaceen, die Zurückführung des Blütenbaues auf das normale Centrospermen-Diagramm der bis dahin allgemein herrschenden Ansicht vom Bau der Blüten widersprach, habe ich es bei den Nyctaginiaceen merkwürdigerweise mit einem ganz entgegengesetzten Vorgang zu tun. Seit Eichler ist bei den Nyctaginiaceen das Vorhandensein von zwei Staminalkreisen anerkannt. Eichler[1]) führt als Beweise dafür zunächst die Verhältnisse bei *Pisonia* und *Bougainvillea* an, wo zuweilen in den fünfzähligen Blüten zehn Stamina angetroffen werden, sowie ferner die Beobachtung von Duchartre[2]) und Finger[3]) bei *Mirabilis*, wo bisweilen außer den fünf Staubgefäßen des ersten, alternitepalen Kreises manchmal noch ein einzelnes Glied eines superponierten Quirles hinzukommt.

Dies Verhalten habe ich bei *Mirabilis* niemals beobachtet und kann darüber aus einer eigenen Anschauung nichts sagen. Die Schlußfolgerung aber aus der Zehnzahl von Staubgefäßen bei *Pisonia*, daß diese zwei Kreisen angehören müssen, ist hinfällig, wenn ich weiter unten zu zeigen habe, daß bei allen bekannten Pisonien, die zehn Stamina führen, diese dem Dédoublement von fünf alternitepalen Anlagen entstammen.

Auch die Gattung *Bougainvillea* kann für die Eichlersche Beweisführung, daß das Diagramm der Nyctaginiaceen diplostemon sei, nicht bestehen bleiben, da die 7—9 Stamina der *Bougainvillea*-Blüte ohne allen Zweifel einem Kreise angehören, wie weiter unten zu erörtern sein wird.

An Stelle der von mir hinweggeräumten Beweise für die Diplostemonie der Nyctaginiaceen bin ich aber in der Lage, eine Menge von anderen zu setzen, so daß die Anschauungsweise Eichlers ihre volle Begründung erhält.

Sehr viel größeres Interesse als der diagrammatische Aufbau der Blüten haben die Involukralverhältnisse derselben gefunden. Dies liegt wohl daran, daß in unserem Klima hauptsächlich *Mirabilis* kultiviert wird und deswegen allgemein bekannt ist, eine Form, deren Blütenbau tatsächlich das allergrößte Interesse beansprucht.

---

1) Eichler l. c. p. 104.

2) Duchartre, Annales des sciences naturelles. III. sér. vol. IX. (1848) p. 283 ff.

3) Finger, Anatomie und Entwicklungsgeschichte von *Mirabilis Jalapa*, Dissertation. Bonn 1873.

Ohne allgemein Bekanntes zu wiederholen, sei hier nur darauf hingewiesen, daß die scheinbar einen Kelch bildende äußerste Hülle um die Blüte herum nichts anderes darstellt, als ein Kelchfunktion ausübendes Hochblattinvolukrum. Die vergleichend morphologische Beweisführung für diesen Satz zeigt die Verhältnisse von *Oxybaphus*, *Hermidium*. *Allionia* und *Nyctaginia* durch die Ausbildung des Hochblattinvolukrums als eine klare erkennbare phylogenetische Reihe angeordnet, eine Reihe, deren Ausbildung und deren Reduktion der Vielzahl der ursprünglich im Innern des Involukrums befindlichen Blüten zur Einzahl, z. B. bei *Mirabilis Jalapa* klar erwiesen ist.

Derartige leicht erkennbare Reihen, die sich in besonders interessanter Weise durch Reduktion kennzeichnen, waren früher im Pflanzenreiche nicht viele bekannt; so erklärt es sich, daß auch das Involukrum der Nyctaginiaceen eine besonders aufmerksame Bearbeitung, ja sogar eine seiner wirklichen Bedeutung nicht zukommende Schätzung erfuhr.

A. Spezieller Teil.

I. Die Blütenstände und die Involukren der Nyctaginiaceen.

Über den Blütenstandsbau der Nyctaginiaceen ist bekannt, daß derselbe im allgemeinen dem dichasialen Typus angehört, d. h. daß die Blütenstände der Familie begrenzt sind. Der Morphologie der Blütenstände ist, wie aus allen Systemen der Nyctaginiaceen hervorgeht, für die Einteilung derselben bisher eine große Bedeutung beigemessen worden; tatsächlich können wir in ihr eine aufsteigende Entwicklungsreihe verfolgen, die wenigstens ungefähr mit den Resultaten übereinstimmt, welche aus anderen Eigenschaften der Gliederung der Familie abstrahiert werden können.

Am einheitlichsten und klarsten ist scheinbar bezüglich der Blütenstandsmorphologie die Gattung *Ascleisanthes* und *Okenia* gebaut. Bei *Ascleisanthes* endet die mit gegenständigen Blättern versehene Hauptachse in einer endständigen Blüte, welche keinerlei Involukrum zeigt. Trotzdem ist ein solches vorhanden, es wird von drei schmalen lanzettlichen Schüppchen gebildet, die an der Basis der Blüteninsertion stehen und gleichweiten Abstand von einander einhalten.

Aus den Achseln des obersten Laubblattpaares entspringen, wie die weitere Auszweigung der Inflorescenz zeigt, wickelartig gefördert je eine Seitenauszweigung, sowie unter derselben eine absteigend seriale Beiknospe. Jeder Seitentrieb endet wieder in einer von drei unscheinbaren Basalblättern umgebenen Blüte mit stets zwei dem vorhergehenden Blattpaar gekreuzten Vorblättern. Bei geminderten Zweigen fehlt die Auszweigung aus dem ersten dekussierten Vorblatt, bei den geförderten liegen die Verhältnisse so, wie sie am Beginn des ganzen Blütenstandes beschrieben wurden.

Fragen wir bei dieser scheinbar einfachsten Mirabileeninflorescenz nach der Dignität der Teile, so werden wir die gegenständigen, ziemlich großen Blätter in der Inflorescenz, aus welcher die Auszweigung stattfindet, jeweils als Vorblätter der Endblüte anzusehen haben; zu ihnen und über sie inseriert tritt regelmäßig noch ein akzessorisches dreizähliges Blattsystem, dessen Dignität fraglich ist.



Fig. 1. *Acleisanthes Wrightii* B. u. H. — Fig. 2. *Okenia hypogaea* Sch. et D.

Bevor ich auf die Erörterung der hier einzusetzenden Fragen nach diesen sekundären Vorblättern eingehe, möchte ich bemerken, daß auch *Okenia* ebenso gebaut ist wie *Acleisanthes*, daß hier nur die Reduktion der geminderten Dichasialzweige eine sehr viel weitergehende ist, derart, daß diese stets auf ein kleines Vorblattpaar, die dreizähligen an der Basis der Blütenstiele stehenden Involukralblätter auf die Endblüten beschränkt sind.

Die Verhältnisse bei *Acleisanthes* und *Okenia* sind, wie nachher zu zeigen ist, völlig identisch mit dem Fall bei *Allionia* nur mit dem Unterschied, daß bei *Allionia* sekundäre Vorblätter als echtes Involukrum an dem Stiele der dreiblütigen Endpartialinflorescenzen in die Höhe gerückt sind, während diese Organe bei *Acleisanthes* und *Okenia* an der Basis dieses Stieles stehen.

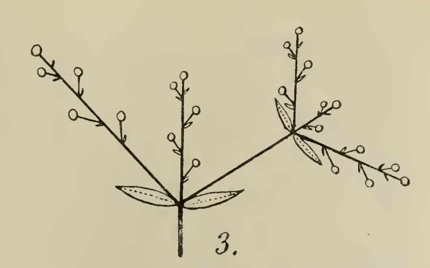


Fig. 3. *Boerhaavia repanda* Willd.

Das Vorhandensein von Vorblättern und von akzessorischen Vorblättern, die in größerer und anderer Divergenz vorhanden sind als die Vorblätter, aus deren Achseln auch nie Auszweigungen erfolgen, ist etwas höchst seltsames und legt den Gedanken nahe, ob die Blütenstände von *Acleisanthes* und *Okenia* in ihrer relativen Einfachheit ursprünglicher sind als die der übrigen reicher entwickelten Mirabileen. Den Schlüssel zu diesen Verhältnissen gibt uns der Aufbau der Gattung *Boerhaavia*. Auch

Boerhaavia hat im vegetativen Teile gegenständige Blätter; ihre Achse schließt gleichfalls mit klarer dichasialer Verzweigung, wobei aber an Stelle der Endblüte und des geminderten Zweiges Trauben mit Endblüten treten. Daß diese Trauben als Wickel anzusehen sind, ist ausgeschlossen. Jede Blüte hat ihre Braktee und steht in der Achsel derselben, nur die oberste ist brakteenlos. Die Wickeltendenz des Blütenstandes kommt allein dadurch zum Ausdruck, daß jeweils der geförderte Zweig unter seiner endlichen Gabelung wieder zwei gegenständige Blätter trägt. Der eine Unterschied ist nur der, daß an Stelle jeder Einzelblüte von *Acleisanthes* bei *Boerhaavia* eine Blüte mit vermehrtem Protagma tritt, wo die in Mehrzahl vorhandenen, spiralig gestellten Vorblätter jeweils aus ihrer Achse gleichfalls eine Blüte hervorbringen.

So sehen wir bei *Boerhaavia* die einfachste Inflorescenz der Mirabileen.

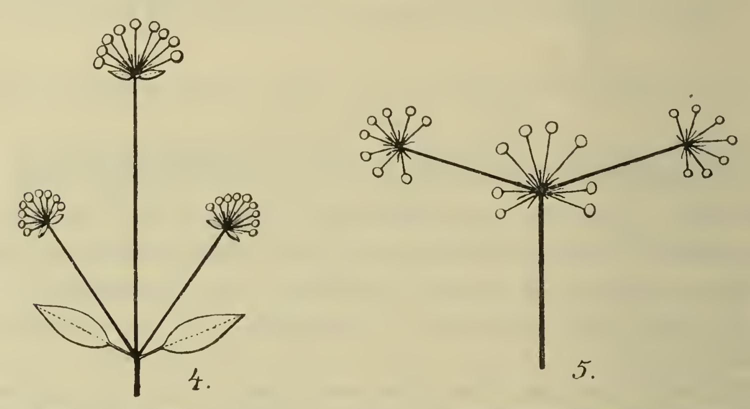


Fig. 4. *Colignonia glomerata* Griseb. — Fig. 5. *Selinocarpus chenopodioides* Gray.

Acleisanthes und *Okenia* leiten sich von ihr in der Weise ab, daß die Protagmablätter an die Basis des Stieles der jeweiligen Endblüte zusammenrücken und steril bleiben, während andererseits *Allionia Hermidium, Oxybaphus*, *Mirabilis* eine Zusammenziehung der Protagmablätter an der Spitze, also direkt unter der Blüte, erkennen lassen. Wir haben dementsprechend den Blütenstand von *Acleisanthes* und *Okenia* genau als ebenso verarmt anzusehen als denjenigen vom *Mirabilis Jalapa.* Die Blüte von *M. Jalapa* stellt nach unserer Anschauung einen verarmten Endzweig der Inflorescenz dar.

Es lassen sich also unter Berücksichtigung der verschiedenen Ausbildung der Protagmablätter innerhalb der Mirabilieen zwei von *Boerhaavia* ausstrahlende Zweige konstatieren. Der eine wird dergestalt durch *Acleisanthes* und *Okenia*, während der andere durch *Selinocarpus*, *Colignonia*, *Phaeoptilon*, *Nyctaginia*, *Hermidium*, *Allionia*, *Mirabilis*, *Oxybaphus* gebildet wird.

Am klarsten ist *Colignonia* gebaut. Hier ist bei den Verzweigungen in der foralen Region klare Dichasienbildung vorhanden. Die Partialinflorescenzen selbst aber stellen ein Pleiochasium dar, wobei jedem Blütenstiel eine kleine Braktee entspricht. Diese Brakteen sind unter sich völlig frei und zeigen auch noch nicht die Andeutung eines Involukrums.

Völlig nach Art der Pleiochasienbildung bei den Umbelliferen tritt bei *Selinocarpus* häufig an Stelle einer primären Pleiochasialauszweigung ein sekundäres, dem von *Colignonia* gleichgebautes Pleiochasium. Auch bei *Selinocarpus* sind die Involukralblätter außerordentlich unscheinbar. Diese *Selinocarpus* mit ihrem außerordentlich einfachen noch nicht als Involukrum erkennbaren Brakteenkranz unter den Inflorescenzen schließt sich direkt an *Boerhaavia* an und unterscheidet sich nur dadurch von ihr, daß die Protagmablätter quirlständig und nicht wechselständig sind.

Weiter geht nun auch die schon von meinen Vorgängern konstruierte Entwicklungslinie von *Colignonia* nach *Nyctaginia*. Auch hier ist ein köpfchenartiges, vielblütiges Pleiochasium vorhanden, an dessen Basis eine Vielzahl von Brakteen steht. Während es bei armblütigen *Colignonia*-Inflorescenzen noch relativ leicht war, die Zusammengehörigkeit von Blüten und Brakteen festzustellen, ist das bei *Nyctaginia* nicht mehr der Fall. Die in Köpfchen stehenden Blüten sind in zu großer Überzahl vorhanden und nehmen dicht gedrängt in so vollständig gleichmäßiger Bedeckung die obere Kuppe der Äste ein, daß eine Beziehung jeweils einer Blüte zu Brakteen nicht mehr möglich ist, sondern nur aus den bei *Colignonia* und bei den Partialinflorescenzen von *Selinocarpus* geschlossen werden muß.



Fig. 6. *Nyctaginia capitata* Choisy.

Daher ist es auch nicht möglich zu entscheiden, ob bei *Nyctaginia* in der Partialinflorescenz eine Endblüte vorhanden ist oder nicht. Auch bei den Umbelliferen könnte bekanntlich diese Frage nicht entschieden werden, wenn nicht z. B. bei *Daucus carota* da und dort spezielle Ausbildungen der Endblüte diese von den Seitenblüten unterschiede. Wir können deshalb, um die Frage nach der Begrenztheit oder Unbegrenztheit der Blütenstände der Nyctaginiaceen zu beantworten, nur darauf verweisen, daß von *Boerhaavia* an aufwärts die Endblüte vorhanden ist. Die Frage nach diesen Verhältnissen hat, wie nachher gezeigt werden soll, eine gewisse theoretische Bedeutung.

Bei *Nyctaginia* sind, wie oben ausgeführt, die Brakteen an den Partialinflorescenzen in großer Zahl vorhanden; sie sind unter einander frei bis zur Basis und stellen lanzettliche Blättchen dar, welche die Blüten nur an der Basis umfassen und etwa mit dem Hüllkelch z. B. von *Calendula* ver-

glichen werden können. Auch die Zahlenverhältnisse dieser Involukralblättchen sind durchaus unbestimmt.

Die weitere Entwicklung des Mirabileenastes der Nyctaginiaceen stellt eine klar erkennbare Reduktionsreihe dar. Ganz allgemein sind die Involukralblätter bei den folgenden Gattungen groß ausgebildet und mit einander verwachsen. Auch ist ihre Zahl nicht mehr unbegrenzt, sondern sie ist klein und wenigstens für größere Speziesgruppen scharf definiert; allermeist handelt es sich um Fünfzahl (*Oxybaphus*, *Hermidium*, die meisten *Mirabilis*-Arten), seltener kommen andere Zahlenverhältnisse, so z. B. Dreizahl bei *Allionia* und Vierzahl bei *Mirabilis triflora* Benth. vor.

Verfolgen wir die Reduktionsreihe, so verzweigt sich diese in zwei Äste. Neben *Nyctaginia* steht die Gattung *Hermidium.* Hier entspricht jedem Blatt des groß entwickelten Involukrums eine in dessen Achsel stehende Blüte, während die Endblüte ausgefallen ist. Auf gleicher Höhe mit *Hermidium* dürfte die Gattung *Allionia* stehen, wo drei Hochblätter den in ihren Achseln stehenden Blüten entsprechen.

Im Gegensatze zu *Hermidium* und *Allionia* ist bei *Mirabilis* und *Oxybaphus* innerhalb des fünfblättrigen Involukrums die Endblüte stets vorhanden. Dabei findet regelmäßig ein Ausfall von Seitenblüten statt in der Weise, daß im vollkommensten Fall, welcher bei *Mirabilis multiflora* Gray beobachtet wurde, die Blätter 1—4, welche aus der quinkunzialen Deckung der Kelchblätter leicht zu ermitteln sind, Blüten in ihren Achseln tragen, während nur Blatt 5 steril bleibt. Das Resultat ist hier eine fünfblütige Partialinflorescenz, die sich aber durch Besitz der Mittelblüte wesentlich von der ebenso viel Blüten tragenden *Hermidium* unterscheidet.

Bei allen *Mirabileae* geht die Ausbildung der in den Involukralachseln stehenden Blüten streng nach der Entstehungsfolge der Involukralblätter. Außer der Mittelblüte finden wir bei *Oxybaphus glomeratus* und *chilensis* drei Seitenblüten in den Achseln der Brakteen 1, 2, 3; bei den meisten *Oxybaphus*-Arten, z. B. *O. nyctagineus*, *ovatus*, *aggregatus*, *glabrifolius* stehen zwei Seitenblüten in den Achseln von Blatt 1 und 2; auch bei der mit dekussiert zweizähligem Involukrum versehenen *Mirabilis triflora* Benth., führen nur Involukralblätter 1—2 Blüten in den Achseln. Bei *Oxybaphus angustifolius* Sweet und *ovatus* Ruiz. et Pav. fand ich außer dreiblütigen auch zweiblütige Involukren. In diesem Falle ist abgesehen von der Endblüte nur in der Achsel des Involukralblattes 1 eine Seitenblüte ausgebildet. *Oxybaphus viscosus, cordifolius* Kz., *elegans Choisy bracteosus* Griseb., *californicus Parish*, *Mirabilis Jalapa* usw. zeigen nur noch die Endblüte.

Ist diese vergleichend morphologische Anordnung der Mirabileen-Gattungen richtig — und sie wird, wenigstens von *Nyctaginia* aufwärts, von allen neuen Autoren, die sich mit diesem Thema beschäftigt haben, dafür gehalten — so tritt uns bei *Hermidium* und *Allionia* der ganz

außerordentlich seltene, ja wie ich glaube sonst nirgends beobachtete Fall entgegen, daß bei einer begrenzten Inflorescenz die Endauszweigungen unbegrenzt werden. Nachdem durch die Radlkofersche Blütenstandstheorie die gesamten Unklarheiten der Alexander Braun-Eichlerschen Theorien beseitigt schienen, in der Art, daß Cymobotryen ihre Berechtigung verloren hatten, daß also eine in den unteren Achsen begrenzte Inflorescenz in den oberen Auszweigungen niemals unbegrenzt werden kann, ist hier scheinbar das Gegenteil vorhanden. Aber darüber, daß bei *Hermidium* und *Allionia*, sowie bei der gleich nachher zu besprechenden *Bougainvillea* die Endblüten in den Partialinflorescenzen fehlen, kann gar kein Zweifel bestehen. Schon Eichler[1]) ist bezüglich *Bougainvillea* dieses Verhalten unangenehm zum Bewußtsein gekommen, wenn es ihm auch keine größeren theoretischen Schwierigkeiten zu bieten schien. Für die Radlkofersche Blütenstandstheorie dagegen wäre das Fehlen der Endblüte bei *Hermidium*, *Allionia* und *Bougainvillea* tatsächlich letal, wenn wir nicht auch anderwärts im Pflanzenreiche die Tatsache kennen würden, daß unter Umständen durch korrelative Wachstumseinflüsse Organe unterdrückt werden können.

Ich habe mir große Mühe gegeben, bei *Allionia* und *Bougainvillea* die Endblüte wenigstens im Rudiment aufzufinden, dies ist mir aber ebensowenig wie Eichler gelungen. Trotzdem ist dieselbe, wie aus dem gesamten Blütenstandsaufbau der Mirabileen hervorgeht, zweifellos zu ergänzen. Bezüglich der Gattungen *Hermidium* und *Allionia* sind *Nyctaginia*, *Oxybaphus* und *Mirabilis* die Beweise für das Vorhandensein der Endblüte; die *Bougainvillea* allernächst verwandte Gattung *Tricycla* besitzt innerhalb ihres dreizähligen Involukrums nur die Endblüte allein. Die Unterdrückung derselben hängt zusammen mit der bei *Bougainvillea* wohlbekannten und auch bei *Hermidium* und *Allionia* nicht minder bedeutsamen voluminösen Ausbildung der Involukralblätter, die, teils als Schauapparate (*Bougainvillea*), teils als starke Schutzorgane (*Hermidium*, *Allionia*), gebaut, eine besonders große Menge von plastischem Nährmaterial für die Ausbildung ihrer Natur gebrauchen und dasselbe auf diese Weise der Mittelblüte entziehen. Daß bei *Bougainvillea* ein besonders naher Zusammenhang der Blüten mit dem Vorblattinvolukrum besteht, geht ohne weiteres aus der Tatsache hervor, daß sie mit den genannten Blättern bis zu ein Drittel der Höhe verwachsen sind.

Tritt bei unbegrenzten Inflorescenzen eine Endblüte auf (dies ist z. B. bei *Aesculus hippocastanum* am Ende der Inflorescenz manchmal der Fall), so ist diese Blüte abnorm ausgebildet und zeigt durch ihre morphologischen Verhältnisse, daß hier etwas nicht in Ordnung ist. Fällt bei einem begrenzten Blütenstand die Endblüte aus, so muß dies Verhalten

1) Eichler l. c. p. 104.

stets durch besondere Beobachtungsgründe wahrscheinlich gemacht werden. Dies gelingt im vorliegenden Fall.

Wir haben, wie bereits erörtert wurde, nach der Inflorescenzmorphologie den Mirabileenast der Nyctaginiaceen so einzuteilen, daß *Boerhaavia* die niedrigst stehende und phylogenetisch primäre Gattung ist, daß *Acleisanthes* und *Okenia* einerseits, die übrigen Genera andererseits sich abgespalten haben. Von diesen übrigen Genera ist *Selinocarpus*, *Colignonia*, *Nyctaginia* durch die Kleinheit der Involukralblätter als niedriger stehend zu betrachten, auch fehlt bei ihnen die Mittelblüte nicht. Über *Nyctaginia* spaltet sich dieser Ast wieder, wobei die mit großem Involukrum und Mittelblüte versehenen Gattungen *Mirabilis*, *Oxybaphus* einerseits, die durch ebensolches Involukrum aber ausgefallene Mittelblüte charakterisierte *Hermidium* und *Allionia* andererseits unter sich näher verwandt sind.

Es wird unten gezeigt werden, daß die bisher behandelten Gattungen auch durch die Form ihres Pollens eine fest geschlossene Gruppe bilden, und daß nur an die Gruppe der Mirabileen, an keine andere die beiden

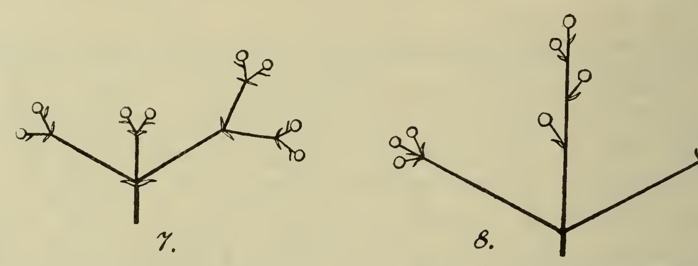


Fig. 7. *Pisonia aculeata* L. Fig. 8. *Neea theifera* Oerstedt.

Gattungen *Abronia* und *Bougainvillea* angeschlossen werden können. Während nämlich bei den echten Mirabileen ein ganz gleichförmiger Pollen mit vielen zerstreuten runden Poren und feinstachliger Exine vorhanden ist, finden wir unter den übrigen Nyctaginiaceen Porenpollen nur noch bei *Abronia* und *Bougainvillea*.

Die blütenstandsmorphologischen Merkmale von *Abronia* sind vollkommen die gleichen, wie wir sie bei *Hermidium* kennen gelernt haben. Die Angabe, daß stets fünf Involukralblätter vorhanden sind [1]), ist unrichtig; z. B. bei *Abronia cycloptera* und *mellifera* ist die Zahl eine größere und unbestimmte. Bei *Abronia* scheint, soweit dies beobachtet werden kann, eine Mittelblüte vorhanden zu sein, die bei *Bougainvillea*, wie oben bereits dargelegt, fehlt.

Ich werde unten auszuführen haben, daß keinerlei Grund vorhanden ist, eine Trennung der beiden Gattungen als Typen *Bougainvilleinae* und

---

1) Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam. III. 1, p. 27.

Abroniinae zu unternehmen. Sie sind sich allernächst verwandt und schließen sich an den Mirabileenstamm als Seitenast unterhalb *Hermidium* an *Colignonia* oder *Selinocarpus* an.

Haben wir bisher mit relativ übersichtlichen eine große Gruppe charakterisierenden Blütenständen zu tun gehabt, so fallen nun die übrigen Gattungen bezüglich ihrer Inflorescenzen sehr auseinander. Von Involukralbildung ist bei den anderen Gattungen nichts mehr zu bemerken.

Bei *Pisonia* und *Neea* liegen klare Dichasien vor, die an den Endauszweigungen in Wickeltendenz übergehen; zugleich sind die Brakteen und die in Zwei- bis Dreizahl vorhandenen Vorblätter der Blüten außerordentlich klein und zeigen noch keine Andeutung von Involukralbildung.

Bei manchen Arten von *Pisonia* und *Neea* tritt auch an Stelle des Dichasiums durch Vermehrung des Protagmas pleiochasialer Bau in der

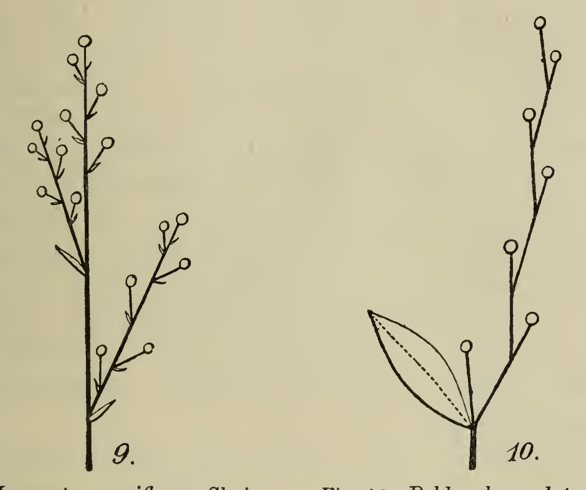


Fig. 9. *Leucaster caniflorus* Choisy. Fig. 10. *Boldoa lanceolata* Lag.

Art, daß aus einer Verzweigungsstelle nicht zwei, sondern drei oder vier Äste entspringen. Dabei braucht bei *Pisonia* dieser pleiochasiale Aufbau nicht auf die Endauszweigungen beschränkt zu sein, sondern findet sich mehrfach durch die ganzen Inflorescenzen hindurch von unten bis oben fortgesetzt. Seltener kommt es vor (*Neea theifera* Oerstedt), daß an den Dichasien als Beendigung der ersten Achse an Stelle der sekundären Dichasien wenige Trauben mit Endblüten auftreten.

Bei den *Leucasteroideae Leucaster*, *Reichenbachia*, *Ramisia*, *Andradaea* werden die gesamten Inflorescenzen aus Trauben mit Endblüten gebildet. Bei *Boldoa* und *Cryptocarpus* dagegen bestehen die Inflorescenzen aus reinen Wickeln.

Wir finden also die ursprüngliche Mirabileeninflorescenz von *Boerhaavia* auch bei den *Leucasteroideae* und ebenso, wenn auch nur spo-

radisch und andeutungsweise, bei den *Pisonioideae*. Die Traube mit Endblüte werden wir als ursprünglichste Inflorescenz der Nyctaginiaceen anzusehen haben. Von diesem Typus entfernen sich die *Boldoideae* nicht allzuweit, insofern als hier gleichfalls begrenzte Inflorescenzen, nämlich Wickel vorliegen, und die Wickeltendenz bei den *Pisonioideae* ebenso wie bei den *Mirabiloideae* angedeutet ist.

II. Diagramme.

Über die Einleitung der Blumenblattstellung, der Nyctaginiaceen, durch Vorblätter wurde bereits gesprochen. Wir haben ein zweizähliges Protagma bei allen Leucasteroideen und den meisten *Pisonioideae* ohne weiteres vorliegend. Auch bei *Boldoa* sind regelmäßig zwei Vorblätter vorhanden.

Unserer entwickelten Blütenstandstheorie entsprechend wird auch jede *Boerhaavia*-Blüte von zwei Vorblättern eingeleitet. Auch die Involukralblätter der höher entwickelten *Mirabilis* sind als vermehrtes Protagma der Endblüte anzusehen, während die Seitenblüten den Vorblättern fehlen, aber nach dem Verhalten von *Boerhaavia* ergänzt werden müssen.

Für die Familie charakteristisch ist die Abteilung der Blütenhülle in einen basalen, festen und um die Frucht persistierenden Teil und einen verwachsenblättrigen, abgeworfenen, resp. nur bei den *Leucasteroideae* stehenbleibenden Saum. Die Deckungsverhältnisse der Blütenteile sind in vielen Fällen außerordentlich schwierig zu konstatieren. Wo die Abschnitte der verwachsenblättrigen Blütenhülle klein sind, ist ihre Präfloration valvat. Bei größerer Entwicklung der Teile ist die Deckung rechts gedreht (links deckend). Dies findet sich klar ausgesprochen nur bei *Mirabilis* und *Oxybaphus*.

Das ursprünglichste dem Centrospermen-Diagramm nächstkommende Nyctaginiaceen-Diagramm findet sich bei den *Pisonioideae*. Die Verhältnisse, wie sie bei *Pisonia* vorliegen, sind nicht ohne weiteres klar definierbar. Wie Walter[1]) bei den *Phytolacca*-Arten von Blüten mit weniger Staubgefäßen ausgehen mußte, um dieselben auf das normale Centrospermen-Diagramm zurückzuführen, so ist dies auch bei *Pisonia* der Fall.

Bei *P. sandvicensis* (Fig. 11) finden wir im einfachsten Falle 15 Staubgefäße, die sich derart verteilen, daß zehn alternitepal, fünf epitepal stehen. Zugleich sind diese Staubgefäße unverkennbar in zwei Kreisen angeordnet, von denen der äußere durch Dédoublement aller Glieder zehnzählig geworden ist.

Größere Anzahl von Staubgefäßen wird gleichfalls bei *P. sandvicensis* (Fig. 12) beobachtet und kommt dadurch zustande, daß einzelne oder eventuell alle Staubgefäße des zweiten Kreises in Dédoublement übergehen.

---

1) Walter, Die Diagramme der Phytolaccaceen. Dissert. Halle 1906.

Über die Tatsache des Dédoublements kann kein Zweifel bestehen, denn die dédoublierten Staubgefäße sind immer zu zweien an der Basis mit einander verbunden.

Bei *P. icosandra* (Fig. 13) kommen die normal in 20-Zahl vorhandenen Staubgefäße durch regelmäßiges Dédoublement der Stamina aller Kreise zustande; bei den Spezies mit noch größerer Staubgefäßzahl, für welche das Diagramm hier zu geben unnötig ist, ist das Dédoublement noch reicher und unregelmäßiger.

Eine Verminderung der Diagrammkonstituenten tritt bei *Pisonia* stets dadurch ein, daß der auch bei dem Dédoublement weniger bevorzugte zweite Staminalkreis unterdrückt wird. So ist die Anordnung bei den

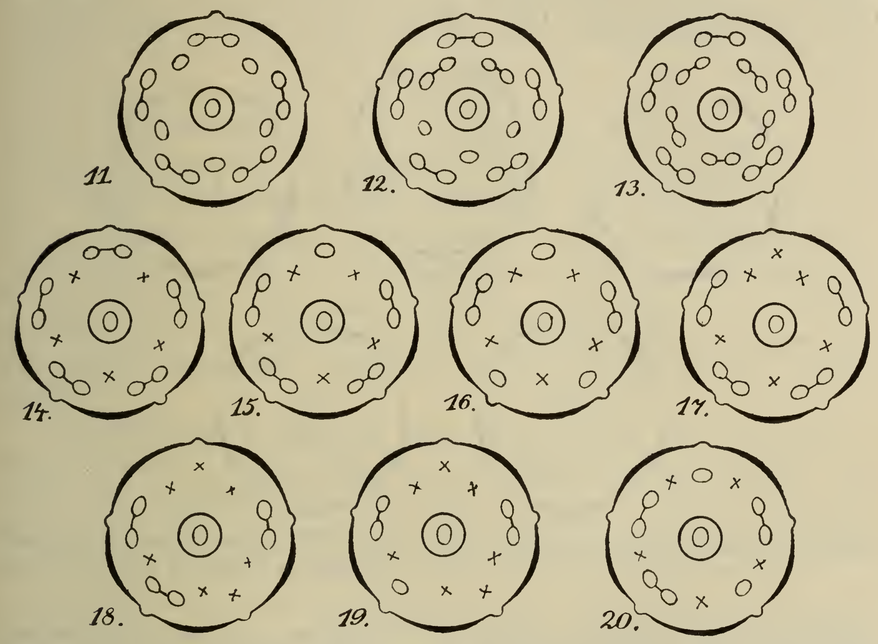


Fig. 11 u. 12. *Pisonia Sandwicensis*, Fig. 13. *P. icosandra* Sieber, Fig. 14. *P. inermis* Forst., Fig. 15. *P. hirtella* H. B. u. K., Fig. 16. *P. elliptica* Schmidt, Fig. 17. *P. grandis* R. Br., Fig. 18. *P. aculeata* L., Fig. 19. *P. guianensis* Klotzsch, Fig. 20. *Neea theifera* Oerstedt.

Blüten mit zehn Staubgefäßen, welche Eichler als Beweis für die ursprüngliche Diplostemonie der Nyctaginiaceen glaubte verwenden zu können (z. B. *Pisonia inermis* und *subcordata*), stets derart, daß der innere Staminalkreis vollständig abortiert ist, während der äußere in Dédoublement eingetreten ist (Fig. 14). Weitere Reduktionen waren bei *P. hirtella* (Fig. 15) mit einem einfach bleibenden Glied des äußeren Staminalkreises, bei *P. elliptica* (Fig. 16) mit drei ebensolchen beobachtet worden. Bei *P. grandis*, *coccinea*, *ferruginea* (Fig. 17) tritt uns bereits der vollständige Abort eines

Stamens des äußeren Kreises entgegen, bei *P. acculeata, laxiflora* (Fig. 18) sind zwei abortiert und die übrigen drei dédoubliert, bei *P. guianensis* (Fig. 19), welche das einfachste Diagramm sämtlicher von mir analysierten *Pisonia*-Blüten besitzt, kommt die 5-Zahl der Stamina dadurch zustande, daß nur drei Staubgefäße des ersten Kreises erhalten und zwei dédoubliert sind.

An *Pisonia* schließt sich aufs allerinnigste die nahverwandte Gattung *Neea* an, deren Diagramm Fig. 20 zeigt.

Überblicken wir die Diagramme der *Pisonioideae*, so sehen wir, daß sie vollkommen in der gleichen Weise, wie das Müller[1]) bezüglich der Aizoaceen-Diagramme gezeigt hat, die Übergänge von unzweifelhafter Diplostemonie zu scheinbar vollständiger alternitepaler Haplostemonie aufweisen. Da es sich herausgestellt hat, daß das ursprüngliche Centrospermen-

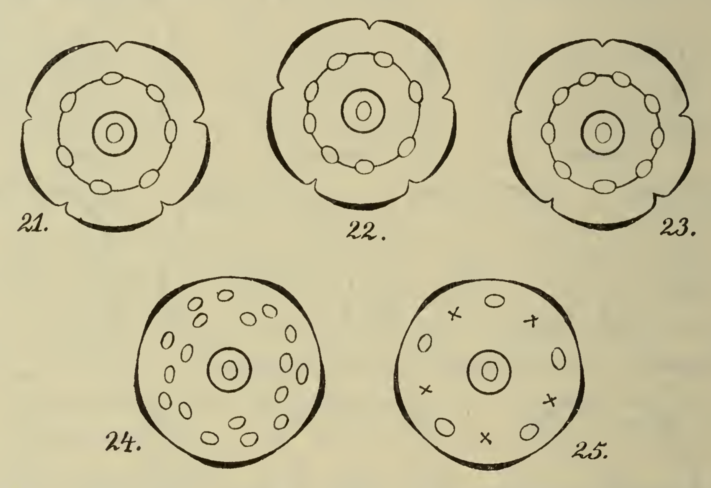


Fig. 21 u. 22. *Bougainvillea spectabilis* Willd., Fig. 23. *B. stipitata* Grisebach, Fig. 24. *Okenia hypogaea* Sch. et D., Fig. 25. *Acleisanthes longiflora* Gray.

Diagramm diplostemon ist, haben wir die Formen mit zwei entwickelten Staminalkreisen innerhalb der *Pisonioideae* als ursprünglich zu betrachten; da innerhalb der gesamten Nyctaginiaceen, abgesehen von *Phaeoptilon* Radlk. kein anderer Fall von Diplostemonie vorkommt, ist die Gattung *Pisonia* als eine sehr ursprüngliche anzusehen.

Die eben erwähnte Gattung *Phaeoptilon* ist die andere Nyctaginiaceen-Gattung mit vollständig diplostemonem Diagramm (Fig. 31). Hier sollen nach Angabe Radlkofers in den 4-zähligen Blüten regelmäßig acht Staubgefäße vorhanden sein, von denen vier alternitepal, vier über dem Perianth stehen. Zusammengenommen mit der Tatsache, daß die Gattung *Phaeoptilon* merkwürdig isoliert im System steht, insbesondere aber mit der

1) K. Müller, Beiträge zur Systematik der Aizoaceen. Dissert. Halle 1908.

Berücksichtigung des Umstandes, daß *Phaeoptilon* die einzige endemische Nyctaginiacee Afrikas ist, geht mit Sicherheit hervor, daß wir es auch hier mit einem sehr ursprünglichen Typus zu tun haben.

Alle übrigen Blüten der Nyctaginiaceen, wo aus der Überzahl von Staubgefäßen Diplostemonie vermutet werden könnte und teilweise auch wirklich gesucht wurde, erweisen sich als zweifellos haplostemon.

Wie oben bereits bemerkt, hat Eichler bei *Bougainvillea* das Vorhandensein einzelner Glieder des zweiten Staminalkreises angegeben. Meine Diagramme 21, 22, 23 geben Aufnahmen von sieben, acht und neun Stamina in *Bougainvillea*-Blüten.

Betrachten wir die Staminalinsertion bei *Bougainvillea*, so finden wir die Analyse Baillons[1]) bestätigt, nach welcher die Staubgefäße an der Basis kurz mit einander verwachsen sind und ganz zweifellos einem Kreise angehören. Davon, daß einige Staubgefäße weiter außen, andere weiter innen stehen, kann ebensowenig die Rede sein, wie z. B. bei der von Müller[2]) beschriebenen Aizoaceen-Gattung *Macarthuria* oder bei der Phytolaccaceen-Gattung *Stegnosperma*. Obgleich von einem Dédoublement der Staubgefäße von *Bougainvillea* in fertigem Zustande nichts mit Sicherheit zu beobachten ist, sind doch, wie auch aus der Baillonschen[3]) Figur hervorgeht, die Staubgefäße häufig paarweise kürzer, ein Verhalten, das sehr wohl auf Dédoublement gedeutet werden könnte (vgl. Urban). Allerdings könnte man einwenden, daß bei den Cruciferen gerade die dedoublierten Staubgefäße länger und dicker sind als die nicht dedoublierten.

Jedenfalls geht aus meinen Ausführungen über das *Bougainvillea*-Diagramm hervor, daß keinerlei Zwang vorhanden ist, die Überzahl der vorhandenen Staubgefäße auf zwei Kreise zu verteilen, daß im Gegenteil alle klar beobachtbaren Verhältnisse dafür sprechen, daß sie einem Kreise angehören.

Die letzte Gattung der Nyctaginiaceen, innerhalb welcher eine größere Staubgefäßzahl als fünf vorkommt, ist *Okenia* (Fig. 24). Hier habe ich bis zu 17 Stamina in regelloser Stellung zwischen Perianth und Andröceum gefunden und habe keinerlei Anhaltspunkte dafür, ob diese Überzahl aus dem Dédoublement eines oder zweier Staminalkreise entstanden ist.

Daß Dédoublement vorliegt, ist klar, denn die Zahl der Staubgefäße geht über zehn. Daß die Überzahl nur aus dem Dédoublement des äußeren Staminalkreises erklärt werden kann, scheint mir einerseits daraus hervorzugehen, daß bei den gesamten Mirabileen, zu denen *Okenia* zweifellos gehört, nur der äußere Staubgefäßkreis vorhanden ist, und andererseits

---

1) Baillon l. c. p. 12.
2) Müller l. c. p. 15.
3) Baillon l. c. p. 12.

daraus, daß das Verhalten bei der mit *Okenia* allernächst verwandten Gattung *Acleisanthes* (Fig. 25) ganz unverkennbar vorliegt.

Haben wir bereits bei den *Pisonioideae* die Tatsache kennen gelernt, daß bei Förderung stets der äußere Staminalkreis beteiligt ist, bei Reduktion im Diagramm diese stets den inneren Kreis trifft, so finden wir das gleiche bei sämtlichen untersuchten *Mirabilieae.*

Bei *Acleisanthes* sind fünf alternitepale Staubgefäße vorhanden, die fünf epitepalen sind ausgefallen. Das gleiche Diagramm kommt auch den Gattungen *Abronia*, *Hermidium*, *Allionia* und *Nyctaginia* zu. Es ist als ursprüngliches Nyctaginiaceen-Diagramm anzusehen.

Bei der im Blütenstand primärsten Gattung *Boerhaavia* (Fig. 26—29) tritt bei einzelnen Spezies die Reduktion bis auf ein Staubgefäß herunter. Auch bei *Selinocarpus* (Fig. 30) und *Oxybaphus* sind regelmäßig Reduk-

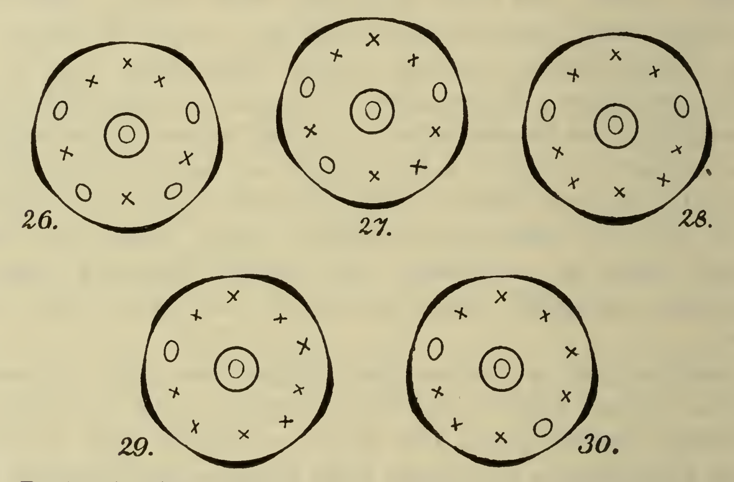


Fig. 26. *Boerhaavia diffusa* W., Fig. 27. *B. repens* Del., Fig. 28. *B. repanda* Willd., Fig. 29. *B. virgata* Sprengel, Fig. 30. *Selinocarpus chenopodioides* Gray.

tionen vorhanden, während *Mirabilis* das im Staminalkreis fünfzählige Diagramm beibehalten hat. So ist *Mirabilis* bezüglich des Involukrums am meisten abgeleitet, wie oben gesagt wurde, bleibt bezüglich des Diagramms dagegen dem Typus der Mirabileen völlig übereinstimmend.

Wie unten gezeigt werden wird, ist die Gattung *Colignonia* ohne allen Zweifel nach ihren gesamten anatomischen Merkmalen den Mirabileen zuzurechnen. Auch die für diese Gruppe höchst typische Pollengestalt findet sich bei *Colignonia* vor.

Im Diagramm dagegen ist insofern bei dieser Gattung ein höchst wesentlicher Unterschied zwischen den eigentlichen Mirabileen vorhanden, als bei fünfzähligem Perianth nicht der äußere, sondern der innere Staminalkreis allein zur Entwicklung gekommen ist. Fig. 32 zeigt das Diagramm von *Colignonia glomerata* Grisebach, seine Ableitung ist allein von dem-

jenigen, der überhaupt mit *Colignonia* auch von anderen in nächste Beziehung gebrachten *Phaeoptilon* (Fig. 31) möglich, wo, wie bereits erwähnt, beide Staminalkreise entwickelt sind. Wir werden demnach die Untergruppe der *Colignonieae*, bestehend aus den Gattungen *Colignonia* und *Phaeoptilon*, in der bisher allgemein angenommenen Fassung beizubehalten haben.

An die *Colignonieae* schließen sich diagrammatisch die *Boldoideae* mit ihren beiden Gattungen *Boldoa* und *Cryptocarpus* an. Den wesentlichsten Unterschied dieser Unterfamilie, welche dadurch mit den *Leucasteroideae* verknüpft, von den Mirabileen dagegen weiter geschieden wird, bestimmt, wie nachher gezeigt werden soll, ihre Pollenform, welche bei *Mirabilis* stets Porenpollen, bei den *Boldoideae* und *Leucasteroideae* Furchenpollen darstellt.

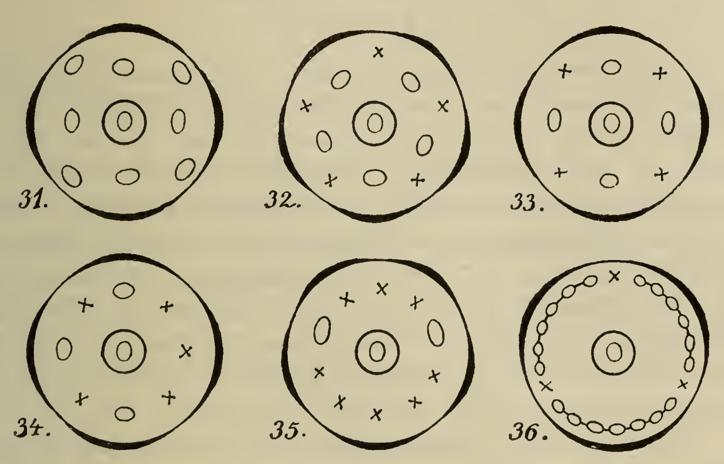


Fig. 31. *Phaeoptilon spinosum* Radlk., Fig. 32. *Colignonia glomerata* Grisebach, Fig. 33. *Cryptocarpus pyriformis* H. B. et K., Fig. 34. *Boldoa lanceolata* Lag., Fig. 35. *Leucaster caniflorus* Choisy, Fig. 36. *Andradaea floribunda* Allemão.

Unter den *Boldoideae* ist *Cryptocarpus* (Fig. 33) mit ständig epitepalen Staubgefäßen in vollständiger Entwicklung derselben im Diagramm am ursprünglichsten gebaut, während die Gattung *Boldoa* (Fig. 34) an der einen oder anderen Stelle des zweiten Kreises Aborte aufweist.

Die zu den *Leucasteroideae* gehörige Gattung *Ramisia* konnte ich bezüglich ihrer Staminalanordnung nicht untersuchen, weil mir nur weibliche Exemplare vorlagen. Bei *Leucaster* und *Reichenbachia* dagegen findet sich das Diagramm (Fig. 35), welches sich an die bei *Pisonia* beobachteten Fälle (z. B. Fig. 19) anschließt. Die stets in geringer Anzahl (2- oder 3-Zahl) vorhandenen Staubgefäße stehen unzweifelhaft alternitepal; sie sind als teilweise Glieder des ersten Staminalkreises anzusehen, während der zweite Staminalkreis fehlt.

Zu den *Leucasteroideae* gehört gleichfalls unzweifelhaft die Gattung *Andradaea*, die sich aber durch höchst merkwürdige diagrammatische Verhältnisse von *Leucaster* und *Reichenbachia* unterscheidet. Die Blüten dieser Gattung (Fig. 36) sind stets dreizählig gebaut und führen im Innern eine sehr große Anzahl von Staubgefäßen, die zu drei unter sich freien den Blumenblättern strikt opponierten Bündeln zusammengestellt sind. Nach dem ganzen morphologischen Befund ist nicht daran zu zweifeln, daß diese drei Bündel aus dem zweiten Staminalkreis entwickelt sind, während der erste Kreis abortiert ist. Wir haben dementsprechend unter den *Leucasteroideae* in *Andradaea* dieselbe diagrammatische Abweichung, die uns bei *Colignonia* unter den Mirabiloideen begegnet ist.

III. Die Plastik der Blüten.

a) Blütenhülle.

Die Blüten der Nyctaginiaceen besitzen, wie bekannt, ein einfaches, verwachsenes Perianth, das in den meisten Fällen 5-zählig ist. Eine Ausnahme bilden einige Spezies der *Colignonieae*, wo ich bei *Colignonia rufopilosa* Kz. eine tief dreilappige Blütenhülle vorfand. Ferner ist nach den Angaben Radlkofers die Blüte von *Phaeoptilon* 4-zählig. Auch unter den *Leucasteroideae* kommen Abweichungen von der normalen Fünfzähligkeit vor; so ist für *Ramisia* die Vierzahl, für *Andradaea* die Dreizahl charakteristisch. Die Blütenhülle ist bei fast allen Gattungen der Nyctaginiaceen sehr unscheinbar und hat in vielen Fällen die Funktion eines Schauapparates vollständig den an ihrer Basis inserierten Vorblättern überlassen. In besonders auffälliger Weise tritt dies, wie bekannt, bei *Bougainvillea* zutage. Nur die meisten *Mirabilis*-Arten, sowie *Okenia* und *Hermidium* weisen eine große entwickelte, häufig lebhaft gefärbte Blüte auf.

Der obere Blütenrand ist in den meisten Fällen nur schwach ausgebuchtet oder gezähnt, nur bei *Colignonia*, *Ramisia* und *Andradaea* beobachtete ich ein tief bis unter die Mitte gelapptes Perianth.

Was die Form der Blütenhülle betrifft, so ist dieselbe röhrig, nach oben sich trichterförmig oder glockig erweiternd, mit Ausnahme von *Pisonia*, *Neea*, *Leucaster*, *Reichenbachia* in der Mitte eingeschnürt und am basalen Teile sich eng um den Fruchtknoten zusammenschließend. Dieser Teil vergrößert sich häufig nach dem Verblühen und bildet eine lederartige oder holzige, meist geschlossene, nur bei den *Leucasteroideae* offene Hülle um die Frucht. Dieses sogenannte Anthokarp ist, wie schon weiter oben erwähnt, ein Charakteristikum der gesamten Nyctaginiaceen.

Bezüglich der Form dieses Anthokarps herrscht eine große Variabilität. Es ist entweder elliptisch, walzenförmig oder keulig (*Boerhaavia*). Bei den Mirabileen sind die Außenschichten meistens stark verschleimt. Die Oberfläche ist teils warzig rauh oder stachelig mit Zähnchen besetzt

(*Allionia*), teils mit Klebdrüsen (*Acleisanthes*, viele *Pisonia*-Arten) oder auch mit häutigen, flügelartigen Anhängen versehen (*Colignonia*, *Phaeoptilon*, *Selinocarpus*, *Abronia cycloptera*) und auf diese Weise zur Verbreitung der Samen durch Tiere vortrefflich geeignet.

b) Staubgefäße.

Die Staubgefäße der gesamten Nyctaginiaceen besitzen introrse dithecische Antheren. Die Thecae sind in den meisten Fällen vermittels eines kurzen Konnektivs mit dem Filament verbunden (z. B. *Pisonia*). Abweichend von diesem Haupttypus liegen bei den *Leucasteroideae* nahezu basifixe Antheren mit stark entwickeltem Konnektiv vor. Was die Gestalt der Antherenhälften betrifft, so sind dieselben entweder kugelig (z. B. *Colignonia*), halbkugelförmig oder elliptisch und zwar länger als breit (z. B. *Pisonia*); nur bei *Andradaea* sind sie schmal und langgestreckt, nach oben etwas spitz zulaufend. Die Antherenfächer reißen bei fast allen Gattungen seitlich je in einer Längsspalte von oben bis unten auf. Bei *Leucaster* dagegnen öffnen sich die Thecae an der Innenseite und zwar nur in einem kurzen Spalt an der Spitze.

Das Filament ist meist zart und fadenförmig gebaut, entweder mit dem oberen Ende den Blütenrand nicht erreichend oder ein wenig darüber hinaus ragend. Relativ am längsten sind die Stamina bei der Gattung *Pisonia* ausgebildet, wo sie häufig fast doppelt so lang als die Blütenhülle sind und weit daraus hervorhängen. Der entgegengesetzte Fall ist bei *Leucaster* zu beobachten, wo die groß ausgebildete Anthere von einem äußerst kurzen und dicken Filament getragen wird.

c) Pollen.

Die Struktur des Pollens ist für die Systematik der Nyctaginiaceen von allergrößter Bedeutung. Einige Angaben über den Bau des Pollens der Nyctaginiaceen finden sich bei Fischer[1]). Doch sind von ihm nur drei Spezies untersucht worden und es läßt sich infolgedessen keinerlei Überblick über die Verhältnisse der Familie der Nyctaginiaceen daraus gewinnen.

Auf Grund meiner Untersuchungen lassen sich zwei große Haupttypen des Pollens innerhalb dieser Familie feststellen, nämlich einerseits der Porenpollen und der Furchenpollen andererseits. Ersterer ist charakteristisch für die Unterfamilie der *Mirabiloideae*, während der letztere sich bei sämtlichen übrigen Gruppen vorfindet. Der echte Mirabileenpollen ist von kugeliger Gestalt. Über die Oberfläche sind vollkommen gleichmäßig

1) Fischer, Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner. Dissert. Breslau 1890.

kleine, kreisrunde, gleichgroße Poren verteilt. Außerdem ist die Exine dicht mit feinen Stacheln besetzt.

Die Zahl der Poren ist sehr variabel. Bei *Mirabilis* mit ihrem relativ sehr großen Pollen sind, wie auch schon Fischer[1]) angibt, bis nahezu 100 zu zählen. Der Pollen der übrigen Mirabileen ist etwa halb so groß und weist daher auch entsprechend weniger Poren auf. Bei *Allionia* sind 40—50 vorhanden, bei *Oxybaphus* schwankt die Zahl zwischen 25 und 50, *Hermidium* und *Okenia* besitzen ca. 25 Poren, *Nyctaginia* und *Acleisanthes* 18—20, *Selinocarpus* 16—18, endlich *Boerhaavia* 10—20.

Bei *Colignonia* sind die Poren nicht so gleichmäßig; neben kreisrunden kommen auch etwas längliche, elliptische vor, auch sind sie unregelmäßiger über die Oberfläche verteilt.

Den vom echten Mirabileentypus am meisten abweichenden Porenpollen besitzen die Gattungen *Bougainvillea* und *Abronia*. Der Pollen von *Bougainvillea spectabilis* Willd. ist bereits von Fischer[2]) untersucht, er hält denselben für Furchenpollen. Doch wenn man die Pollenkörner mit Chloralhydrat aufhellt und durch Absaugen der Flüssigkeit dieselben ins Rollen bringt, kommt man zu dem Schlusse, daß man es mit langgestreckten Poren zu tun hat, die in Dreizahl parallel verlaufend in gleichen Abständen um das Korn herumliegen. Die Exine zeichnet sich durch netzige, von zahlreichen feinen Stäbchen gebildete Struktur aus.

Genau der gleiche Pollen liegt bei *Abronia* vor; hier treten die drei parallelen Poren noch deutlicher als bei *Bougainvillea* zutage. Die auffallend gleiche Beschaffenheit des Pollens läßt mit Sicherheit auf eine nahe Verwandtschaft der beiden Gattungen schließen.

Der bei den übrigen Gruppen der Nyctaginiaceen beobachtete Pollen besitzt regelmäßig drei Furchen. Dieselben verlaufen entweder von einem Pol zum andern und treffen dort zusammen (*Pisonioideae*), oder sie vereinigen sich nicht und erscheinen nur als kurze Einschnitte in der Exine (*Boldoideae*, *Leucasteroideae*).

d) Gynöceum.

Eine auffallende Regelmäßigkeit herrscht bei sämtlichen Gattungen der Nyctaginiaceen bezüglich des Gynöceums. Dasselbe ist fast immer oberständig, nur bei *Ramisia* und bei *Andradaea* halbunterständig und wird von einem Karpell gebildet, welches ein Ovulum umschließt, das zwei Integumente und eine nach unten und außen gerichtete Mikropyle besitzt. Nur bei *Phaeoptilon* kommen nach Radlkofer gelegentlich 1—2 akzessorische Karpiden vor, weshalb diese Gattung mit Recht als alter Typ und

1) Fischer l. c. p. 27.
2) Fischer l. c. p. 35.

den Phytolaccaceen nahestehend betrachtet werden kann, wie unten noch weiter ausgeführt werden wird. Die Insertionsstelle des relativ kurzen und breiten Funiculus befindet sich an der Basis des Fruchtknotens. Nur in einigen Fällen (*Boërhaavia repens* Del. und *Colignonia*) fand ich dieselbe etwas am Karpell hinaufgerückt.

Das Fruchtblatt läuft meistens in einen fadenförmigen, mit den Staubgefäßen gleichlangen oder dieselben überragenden Griffel aus. Nur bei *Colignonia* und besonders bei den *Leucasteroideae* ist derselbe kurz und breit ausgebildet; bei *Reichenbachia* fehlt er sogar vollständig, so daß hier die Narbe direkt dem sich nach oben etwas verschmälernden Fruchtknoten aufsitzt. Die Gestaltung der Narbe ist bei den Nyctaginiaceen eine sehr mannigfaltige. Sie kann kopfig (*Mirabilis*), korallenartig verästelt (*Colignonia*), schildförmig (*Boerhaavia*) oder gefranst (*Pisonia*) sein. Sternförmige Narbenflächen kommen bei *Leucaster* und *Reichenbachia* vor. Bürstenartig aus dicht stehenden Papillen gebildet ist sie bei *Bougainvillea* und *Abronia.*

Von Bedeutung für die Einteilung der Familie ist die verschiedene Ausbildung des Embryos. Seine Gestaltung charakterisiert in typischer Weise die größeren Gruppen der Nyctaginiaceen. Bei den *Mirabiloideae* ist der Embryo hakig gekrümmt. Er umschließt das meist reichliche Perisperm mit den relativ breiten Kotyledonen. Die letzteren sind bei den *Mirabileae* und *Bougainvillea* mehr weniger ungleich, aber beide deutlich entwickelt. Eine auffällige Ausnahme bietet *Abronia,* wo der innere Kotyledon verkümmert ist, so daß es scheint, als habe man es mit einem monokotylen Embryo zu tun. *Colignonia* besitzt abweichend von dem gewöhnlichen Typus der *Mirabileae* relativ schmale Kotyledonen, von denen der innere aber wohl entwickelt ist.

Eine etwas isolierte Stellung nehmen die *Pisonioideae* den übrigen Gruppen gegenüber bezüglich der Ausbildung des Embryos insofern ein, als derselbe bei ihnen gerade ist, während alle anderen Nyctaginiaceen-Gattungen mehr weniger gekrümmten Embryo aufweisen. Die Kotyledonen sind auch hier ungleich groß, an den Seiten eingerollt und umschließen das vielfach rudimentäre Perisperm in einer Rinne.

Am relativ reichlichsten ist das Perisperm bei den *Boldoideae* ausgebildet. Es wird von einem ringförmigen Embryo mit schmalen Kotyledonen umschlossen.

Die *Leucasteroideae* zeichnen sich durch groß entwickelten, bogig gekrümmten Embryo aus, welcher mit breiten Kotyledonen ein sehr spärliches Perisperm einschließt.

IV. Anatomie der Nyctaginiaceen.

a) Achsenstruktur.

Über den anatomischen Bau des Nyctaginiaceenstengels liegen bereits eingehende Arbeiten von HEIMERL [1]), FINGER [2]), GIDON [3]) und PETERSEN [4]) vor. Ich kann deren Resultate, die ich an umfangreicherem Material einer Nachprüfung unterzog, im allgemeinen bestätigen. Charakteristisch für alle Nyctaginiaceen ist das anomale Dickenwachstum des Stengels. Dasselbe erfolgt bekanntlich in der Weise, daß außerhalb des zuerst angelegten Gefäßbündelringes sukzessiv neue Gefäßbündel gebildet werden. Der Holzteil derselben hat Tüpfelgefäße mit einfachen Durchbrechungen, nur bei *Boerhaavia* kommen nach PETERSEN auch netzartig durchbrochene Zwischenwände vor. Die Bastteile der Gefäßbündel werden, wie bereits HEIMERL [5]) erwähnt, im Laufe des Dickenwachstums resorbiert, so daß in Querschnitten älterer Zweige an deren Stelle nur noch Poren im Holze zu finden sind. Das Holz der Nyctaginiaceen setzt sich, wie bekannt, aus Zwischengewebe und aus den darin eingebetteten Gefäßbündeln zusammen. Das Zwischengewebe besteht vorwiegend aus Prosenchymzellen mit einfachen Tüpfeln. Nur der innerste Teil ist parenchymatisches Mark. Besonders reichlich fand ich das Mark bei den *Leucasteroideae* entwickelt. Außerdem schließen sich nach den Untersuchungen SOLEREDERS [6]) dem Bastteile häufig einige Parenchymzellen an.

Wie bereits PETERSEN [7]) feststellte, sind nur bei den *Pisonioideae* echte Markstrahlen zu finden, die als schmale, parenchymatische Gewebestreifen das Holz radial durchsetzen. Bei allen übrigen Nyctaginiaceen fehlen dieselben.

Anomalen Bau der Wurzel, den DE BARY bei *Bougainvillea spectabilis* und AVETTA bei *Pisonia nitida* fand, konnte ich auch für *Nyctaginia capitata* nachweisen. Weitere Untersuchungen in dieser Richtung waren mir nicht möglich, da ältere Wurzeln in den Herbarien nicht vorhanden waren.

b) Blatt.

Während über den anatomischen Bau des Nyctaginiastengels, wie bereits oben erwähnt, schon vielfach eingehend gearbeitet wurde, fand die

1) HEIMERL l. c. p. 14 ff.

2) FINGER l. c.

3) GIDON, Essai sur l'organisation générale et le développement de l'appareil conducteur dans la tige et dans la feuille des Nyctaginées. Mém. Soc. Linn. de Normandie, 1900, Bd. XX. p. 1 ff.

4) PETERSEN, Beiträge zur histologischen Kenntnis des Nyctagi naceensengels.

5) HEIMERL l. c. p. 15.

6) SOLEREDER, Anatomie der Dikotyledonen.

7) PETERSEN l. c.

innere Struktur des Blattes bisher wenig Berücksichtigung. Deshalb legte ich besonderen Wert darauf, die anatomischen Verhältnisse des Blattes genau zu untersuchen.

Die Blätter sämtlicher Nyctaginiaceen sind dorsiventral mit Ausnahme von *Phaeoptilon spinosum* Radlk., *Abronia umbellata* und *Bougainvillea patagonica*, welche zentrisch gebaute Blätter besitzen. Das chlorophyllhaltige Assimilationsgewebe besteht aus ein bis mehreren Lagen wohlausgebildeter Pallisadenzellen, an das sich ein sehr weitlumiges Schwammparenchym nach unten anschließt. Die Nyctaginiaceen-Arten, welche in lufttrockenen Gebieten wachsen, zeichnen sich häufig durch großzellige, parenchymatische Wasserscheiden aus, welche die Leitbündel der Blätter umschließen. Sie erreichen bei den kleineren Blattnerven oft eine solche Größe, daß sie im Querschnitt zwei Drittel des gesamten Mesophylls einnehmen. Außer bei *Boerhaavia viscosa*, *Phaeoptilon spinosum* Radlk. und *Bougainvillea spectabilis*, wo neuerdings derartige Parenchymscheiden gefunden wurden[1]), konnte ich solche bei fast allen *Boerhaavia*-Arten, *Allionia incarnata* L. und *Okenia hypogaea* konstatieren. Bei *Okenia* umschließt die Scheide häufig die Leitbündel vollständig, während sie in den anderen Fällen wenigstens am Bastteile offen bleibt.

Überall im Mesophyll verteilt findet sich oxalsaurer Kalk in großen Mengen. Derselbe wird vorwiegend in Form von Raphiden ausgeschieden, die in dichten Büscheln beisammen liegen. Diese Raphidenbündel liegen, wie Ormandy[2]) für *Mirabilis Jalapa* nachgewiesen hat und wie ich für sämtliche *Mirabileae* bestätigen kann, nicht in Interzellulargängen, sondern in Schlauchgefäßen, die parallel der Längsachse des Blattes und des Stengels verlaufen. Ihre meist zugespitzten Enden liegen eng neben einander und ermöglichen auf diese Weise die spätere Resorption der Zwischenwände. Die Raphiden erreichen häufig eine bedeutende Länge. Besonders bei *Mirabilis* und *Oxybaphus* durchsetzen sie in senkrechter Richtung das ganze Mesophyll und wölben zuweilen selbst die obere und untere Epidermis nach außen. Wie bereits Solereder[3]) erwähnt, wird bei den Nyctaginiaceen auffälligerweise der oxalsaure Kalk in ein und demselben Gewebe zu gleicher Zeit in verschiedener Form ausgeschieden. Besonders bei *Pisonia*-Arten sind außer den soeben erwähnten Raphidenbündeln häufig lange, das Mesophyll senkrecht durchsetzende Styloiden zu beobachten, ferner kurze, prismatische Kristalle, die in großer Zahl bei einander liegen. Außerdem ist auch die Drusenform weit verbreitet.

Systematisch ist es von Wichtigkeit, daß bei den *Leucasteroideae* sowohl im Blatt als im Stengel ausschließlich Einzelkristalle und Kristallsand

1) Solereder l. c. (Ergänzungsband) p. 260.

2) Ormandy, Beiträge zur Kenntnis der Schlauchgefäße von *Mirabilis Jalapa*. Koloscvar 1881.

3) Solereder l. c. p. 455.

zu finden sind, während alle anderen Kristallformen fehlen. Diese Einzelkristalle sind rhombisch und kommen in dieser charakteristischen Form nur den *Leucasteroideae* zu. Sie sind relativ groß und füllen fast das gesamte Zellenlumen an.

Von Bedeutung ist endlich noch das Vorkommen von kleinen Kristallkörnchen in der Epidermis der *Mirabileae* und der Gattung *Abronia*, was Heimerl zuerst gefunden hat. Diese außerordentlich kleinen Kristalle finden sich meist der äußeren Membran der Epidermiszellen (mit Ausnahme der Schließzellen) im Blatt und Stengel eingelagert. Infolge ihres massenhaften Auftretens wird die Membran äußerst spröde und hart und verhindert die schnelle Verdunstung des Wassers. Daß wir es hier mit Verdunstungsschutz zu tun haben, beweist der Umstand, daß nur bei Arten, die lufttrockenen und heißen Gebieten entstammen, stark inkrustierte Membranen vorkommen, was auch Heimerl beobachtet hat.

Bezüglich der Behaarung ist es von Interesse, daß einzellige Trichome bei den Nyctaginiaceen nicht vorkommen. Am häufigsten sind einzellreihige Haare, deren Endzelle entweder blasenartig erweitert ist (*Mirabileae*, *Pisonioideae*) oder spitz zuläuft (*Boldoideae*). Bei den *Mirabileae* sind auch die Zellmembranen der Haare mit Kristallkörnchen von oxalsaurem Kalk inkrustiert und zwar sind es in den meisten Fällen nicht nur die äußeren, sondern auch die inneren Membranen, welche eine derartige Inkrustation aufweisen. Außerdem finden sich im Zellinnern der Haare auch vielfach Ablagerungen von Einzelkristallen und Körnchen; besonders bei *Allionia incarnata* L. zeichnen sich die Haare durch reichlichen Kristallgehalt aus.

Für die *Leucasteroideae* ist der Besitz von Sternhaaren charakteristisch, die als dichter Filz die jungen Stengel und Blätter, bei *Leucaster* und *Reichenbachia* besonders Blütenhülle und Fruchtknoten überziehen. Diese Sternhaare bestehen aus einem mehr oder weniger langen, einzellreihigen Schaft, an dessen Endzelle strahlenartig lange, in feine Spitzen auslaufende Zellen in Vielzahl sitzen. Außer diesen Sternhaaren kommen bei *Ramisia* auch noch Schirmhaare vor, die in ihrer Ausbildung denjenigen von *Elaeagnus* am meisten ähneln.

Bei *Pisonia tomentosa* finden sich abweichend von dem gewöhnlichen Typus verzweigte Haare, die schon von Solereder genau beschrieben wurden.

Bei der Untersuchung der Spaltöffnungen gelangte ich zu dem Resultat, daß auf Grund der Ausbildung der Nebenzellen, welche die Schließzellen umgeben, vier Haupttypen zu unterscheiden sind.

1. Schließzellen von zwei ungleich großen Nebenzellen umfaßt (also echter Rubiaceentypus): *Leucasteroideae.*
2. Schließzellen von gleich großen Nebenzellen seitlich begrenzt: *Pisonioideae.*

3. Schließzellen von vier Nebenzellen umgeben: *Mirabilis*, *Oxybaphus*, *Boerhaavia*, *Hermidium*, *Acleisanthes*, *Selinocarpus*, *Nyctaginia*, *Okenia*, *Allionia*.
4. Schließzellen von mehr als vier Nebenzellen umgeben: *Bougainvillea*, *Abronia* (5—6), *Colignonia* (6), *Boldoideae* (7).

B. Allgemeiner Teil.

I. Zusammenfassung der Resultate.

Überblicken wir nochmals kurz die Ergebnisse der vorstehenden Ausführungen, so ist als Hauptcharakteristikum der Nyctaginiaceen das Vorhandensein des Anthokarps und die Synkarpie des Fruchtknotens anzusehen. Ferner ist es von Wichtigkeit, daß das Diagramm der Nyctaginiaceen mit dem Normaldiagramm der Centrospermen übereinstimmt, insofern als dasselbe entweder der Anlage oder der Ausbildung nach vierkreisig ist, d. h. aus einem Perianthkreis, zwei Staminalkreisen und einem Gynöcealkreise besteht. Das stets in Einzahl vorhandene meist kampylotrope, seltener anatrope Ovulum ist basal inseriert und besitzt eine nach unten und außen gerichtete Mikropyle.

Um die Frage nach der phylogenetischen Entwicklung innerhalb der einzelnen Gruppen der Nyctaginiaceen zu lösen, lassen sich zwei Wege einschlagen, wie weiter oben näher erörtert wurde. Man kann einerseits von den diagrammatischen, andererseits von den blütenstandsmorphologischen Verhältnissen ausgehen, um sich Klarheit darüber zu verschaffen, welche Gattung als niedrigst stehende anzusehen ist. Im ersten Falle erweisen sich *Pisonia* und *Phaeoptilon* als phylogenetisch am primärsten, da dies die einzigen Gattungen sind, bei welchen klare Diplostemonie vorliegt. Alle übrigen Diagramme müssen als abgeleitet betrachtet werden, insofern als sich bei ihnen mehr oder weniger starke Reduktionen des inneren und zum Teil auch äußeren Staminalkreises geltend machen.

Die Betrachtung der verschiedenen Ausbildung der Blütenstände ermöglicht es, besonders innerhalb der *Mirabiloideae* die entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse zu klären. Die ursprünglichste Inflorescenz der Nyctaginiaceen ist die Traube mit Endblüte. Diese findet sich am klarsten bei *Boerhaavia* ausgebildet, weshalb diese Gattung als niedrigst stehende Mirabilee anzusehen ist. Von ihr gehen zwei divergente Entwicklungsreihen aus und zwar wird die eine von *Acleisanthes* und *Okenia*, die andere von sämtlichen übrigen Gattungen der *Mirabiloideae* gebildet. Von Wichtigkeit ist es auch, daß die Traube mit Endblüte bei den *Leucasteroideae* und andeutungsweise auch bei den im Diagramm phylogenetisch primären *Pisonioideae* vorkommt.

Sowohl alle diese Tatsachen als auch der Umstand, daß die ver-

schiedenen Unterfamilien der Nyctaginiaceen unter einander in morphologischer und anatomischer Beziehung bedeutende Unterschiede aufweisen, lassen klar erkennen, daß die Nyctaginiaceen keine einheitliche phylogenetische Reihe darstellen, sondern daß deren mehrere parallel neben einander herlaufen, ohne Berührungspunkte zu haben, wie z. B. die *Pisonioideae* und *Leucasteroideae*. Es ist dies auch von größter Wichtigkeit für die Entscheidung der Frage nach dem Anschluß der Nyctaginiaceen innerhalb der übrigen Centrospermenfamilien. Nach den Ausführungen von Pax[1]) sollen sich sämtliche Familien der Centrospermen aus den Phytolaccaceen ableiten lassen. Dies trifft jedoch bei den Nyctaginiaceen nur für die Gattungen *Phaeoptilon*, *Pisonia* und *Neea* zu. Hier treten die mit den Phytolaccaceen übereinstimmenden Merkmale klar hervor. Dieselben sind vor allen Dingen anatomischer Natur. Bekanntlich sind bei den echten Phytolaccaceen regelmäßig Markstrahlen vorhanden. Das ist in gleicher Weise nur bei den *Pisonioideae* der Fall. Ein weiteres gemeinsames Merkmal der Phytolaccaceen, *Pisonioideae* und auch der Gattung *Phaeoptilon*, ist die Ablagerung des Kalkoxalats in Form von Styloiden, wie sie keiner weiteren Gruppe der Nyctaginiaceen zukommt.

Weiterhin ist die bereits weiter oben (S. 590) erwähnte Beobachtung Radlkofers[2]) von großer Bedeutung. Er fand im Gynöceum von *Phaeoptilon spinosum* außer dem einen wohlausgebildeten Karpell noch 1—2 rudimentäre, eine Erscheinung, welche noch bei keiner anderen Nyctaginiacee beobachtet ist und die mit vollem Recht für die Tatsache spricht, daß auch *Phaeoptilon* den Phytolaccaceen sehr nahe steht.

Ein weiterer Anschluß der Nyctaginiaceen ist bei den Aizoaceen zu suchen und zwar ist es die Unterfamilie der *Leucasteroideae*, die sich dieser Familie am meisten nähert. Das Zwischenglied der Aizoaceen und *Leucasteroideae* bildet die Gattung *Agdestis* Moc. et Sessé, welche von Walter[3]) als zweifelhafte Gattung der Phytolaccaceen beschrieben worden ist. Die eingehende Untersuchung der *Leucasteroideae* ließ mich zu dem Schlusse kommen, daß dieselben in morphologischer und anatomischer Beziehung sich direkt an *Agdestis* anschließen und daß ferner *Agdestis* den Aizoaceen zuzurechnen ist, wofür besonders das Fehlen von parenchymatischen Markstrahlen spricht, was nach Solereder[4]) ein typisches Merkmal für die allermeisten Aizoaceen ist.

Die Gattung *Agdestis* Moc. et Sessé wäre in diagrammatischer Hinsicht den *Limneae* und innerhalb derselben wohl am besten der Gattung *Psammotropha* Eckl. et Zeyh. anzuschließen.

---

1) Pax in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. III. 1 b, p. 68.

2) Radlkofer in Abhandlungen des naturwiss. Vereins zu Bremen VIII. (1884) p. 441 u. 442.

3) Walter l. c. p. 54.

4) Solereder l. c. p. 468.

Aus vorstehenden Ausführungen geht also mit Sicherheit hervor, daß die Nyctaginiaceen nicht einheitlichen Ursprungs, sondern diphyletisch, wenn nicht gar polyphyletisch sind.

Die natürlichen Gruppen der Nyctaginiaceen, wie sie sich im Laufe meiner Untersuchungen ergeben haben, sind in folgender Tabelle kurz zusammengestellt:

I. Embryo hakig gekrümmt, Perisperm meist reichlich entwickelt. Porenpollen. Schließzellen von mehr als zwei Nebenzellen umgeben. Kalkoxalat vorwiegend in Form von Raphiden ausgeschieden:

Mirabiloideae.

1. Pollen mit regelmäßigen Poren in Vielzahl. Schließzellen von vier Nebenzellen umgeben . . . . *Mirabileae.*
   a) Involukralbildung fehlt . . . . *Boerhaavia* L.
   Acleisanthes A. Gray
   Okenia Schl. et Ch.
   Selinocarpus A. Gray
   b) Involukrum deutlich entwickelt . . . . *Mirabilis* L.
   Oxybaphus Vahl
   Allionia L.
   Hermidium Wats.
   Nyctaginia Choisy
2. Pollen mit unregelmäßigen Poren in Vielzahl. Schließzellen von sechs Nebenzellen umgeben

   Colignonieae.

   a) Äußerer und innerer Staminalkreis vorhanden . . . *Phaeoptilon* Radlk.
   b) Äußerer Staminalkreis abortiert . . . . *Colignonia* Endl.
3. Pollen mit drei länglichen Poren. Schließzellen von 5—6 Nebenzellen umgeben

   Bougainvillieae:

   Bougainvillea Com.
   Abronia Juss.

II. Embryo gerade; Perisperm rudimentär. Pollen mit drei langen, an den Polen zusammenlaufenden Furchen. Markstrahlen vorhanden; Kalkoxalat in Form von Raphiden und Styloiden ausgeschieden. Schließzellen von zwei gleich großen Nebenzellen begrenzt:

Pisonioideae:

Pisonia Plum.
Neea Ruiz et Pav.

III. Embryo ringförmig; Perisperm sehr reichlich entwickelt. Pollen mit drei kurzen Furchen. Schließzellen von 7 Nebenzellen umgeben:

Boldoideae:

Boldoa Cav.
Cryptocarpus H.B.K.

IV. Embryo bogig gekrümmt; Perisperm spärlich. Pollen mit drei kurzen Furchen. Raphiden fehlen. Rhombische

Einzelkristalle und Kristallsand vorhanden. Schließzellen von zwei ungleich großen Nebenzellen umfaßt. Stern- und Schirmhaare vorhanden:

Leucasteroideae.

1. Fruchtknoten oberständig . . . . *Leucaster* Choisy
   Reichenbachia Spreng.
2. Fruchtknoten halbunterständig . . . . *Ramisia*
   Andradaea Allemão.

II. Über das System der Centrospermen.

Mit vorliegender Arbeit ist eine Reihe von Untersuchungen über nahe verwandte Centrospermen-Familien abgeschlossen. Da dieselben alle von einem gemeinschaftlichen Gesichtspunkte aus unternommen wurden, sind ihre Resultate nicht ohne Bedeutung für unsere Anschauungen über die Verwandtschaft und systematische Anordnung dieser Pflanzengruppen. Es sei mir gestattet, die allgemeinen Ergebnisse dieser Untersuchungen hier kurz darzustellen:

Im Blütenbau der Familien *Phytolaccaceae*, *Nyctaginiaceae*, *Aizoaceae*, *Portulacaceae* und *Caryophyllaceae* herrscht äußerst wenig Übereinstimmung. Nach früheren Anschauungen sollte nicht einmal zyklischer Bau bei allen Centrospermen vorhanden sein, denn den Chenopodiaceen und Amarantaceen wurde von Eichler[1]) spiralige Anordnung der Blütenteile beigelegt und auf diese Weise die Superposition des Staminalkreises über den Perianthkreis erklärt.

Es ist sicher und auch allgemein anerkannt, daß die Blüten einer großen Anzahl anderer Centrospermen nach dem gleichen Schema gebaut sind wie die Chenopodiaceen. Auf die völlige Übereinstimmung des Diagramms von *Microtea* mit den genannten Familien beweist Pax[2]) die Ableitung der Chenopodiaceen von den Phytolaccaceen.

Wie bei *Microtea* findet sich das Chenopodiaceen-Diagramm, wenn ich die Superposition von Perianth- und Staminalkreis bei den Centrospermen so bezeichnen darf, unter den

Phytolaccaceae: *Phytolacca australis* Phil., *octandra* L., *esculenta* Moq., *brachystachys* Moq., *stricta* Hoffm., *Tersonia subvolubilis* Benth.

Nyctaginiaceae: *Colignonia*, *Boldoa*, *Cryptocarpus*, *Andradeae*.

Aizoaceae: *Limeum Meyeri* Fenzl, *Semonvillea fenestrata* Fenzl.

Caryophyllaceae: *Ortegia*, *Drymaria apetala*, *Pteranthus*, *Dysphonia*, *Anychia*.

Portulacaceae: *Portulaca oleracea* L., *Calandrinia procumbens* Moris, *Calandriniopsis* Franz, *Monocosmia*, *Calyptridium*, *Spraguea*, *Claytonia*, *Montia*, *Wangerinia*, *Portulacaria* usw.

---

1) Eichler l. c. p. 78 u. 84.

2) Pax in Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfam. III. 1 b, p. 68.

Bei allen diesen Familien, wo die Epitepalie eines Staminalkreises bei den *Caryophyllaceae* und *Portulacaceae* sehr häufig, bei den übrigen nur sehr ausnahmsweise auftritt, konnte gezeigt werden, daß die Dreikreisigkeit der Blüte mit Sicherheit durch Abort des äußeren Staminalkreises erklärt werden kann.

Besonders bei den niederen Carpophyllaceen und Portulacaceen, aber auch bei den anderen genannten Familien sind durch meine und meiner Vorgänger Arbeiten so viele Übergänge, so viele rudimentäre Staubgefäße in alternitepaler Stellung nachgewiesen worden, daß darüber kein Zweifel bestehen kann: die Erklärung Eichlers, wonach spiraliger Bau einiger Centrospermen-Blüten vorliegen soll, ist irrig.

So ergibt sich, daß alle Centrospermen typisch zyklische Blüten haben. Über die Zahl der Kreise waren gleichfalls die Meinungen geteilt. Anerkannt häufig auftretender Abort und Dédoublement in den Diagrammen der Centrospermen haben eine Variabilität der Blütengrundrisse geschaffen, welche etwas Verwirrendes hatte und nur an der Hand genau vergleichender, vom Einfachen zum Komplizierten fortschreitender Aufnahmen der Erklärung zugeführt werden konnte.

Für Abort bis zu außerordentlich wenigen empirisch feststellbaren Diagrammkonstituenten bieten vor allem die *Portulacaceae* (*Monocosmia*, *Calyptridium*, *Spraguea*), aber auch die niederen *Caryophyllaceae* (*Scleranthus*-Arten, *Pollichia*, *Anychia*), die *Aizoaceae* (*Mollugo verticillata*, *Cypselea humifusa*), endlich unter den zu den *Phytolaccaceae* bisher gerechneten Formenkreisen: *Microtea Portoricensis* Urb. typische Beispiele. Vermehrung der Staminalzahl bis zu übergroßer Zahl durch Dédoublement ist häufiger: Besonders unter den *Phytolaccaceae* und *Aizoaceae* (erinnert sei hier nur an *Mesembrianthemum*), aber auch unter den *Portulacaceae* bei *Portulaca*, *Calandrinia*, *Lewisia* tritt eine so große Staminalzahl auf, daß nicht mehr die empirische Aufnahme, sondern nur noch Entstehungsgeschichte und theoretische Deduktion in das Gewirr Ordnung zu bringen vermag.

Dabei brauchen zu der großen Staminalzahl nicht einmal beide Kreise als Dédoublementsglieder immer herangezogen zu werden: bei den *Portulaceae* entstehen zwar die vielen Stamina aus beiden Kreisen, wie auch unter den *Phytolaccaceae* bei *Seguieria* L., *Villamilla* Ruiz et Pav., *Monococcus* F. Muell., *Barbeuia* Thonars, *Gallesia* Casar, *Phytolacca dioica* L., aber bei den *Aizoaceae* (*Mesembrianthemum* Dill., *Aizoon* L., *Hypertelis* E. Mey.) tritt nur ein Kreis in überaus stattliche Vermehrung.

Man kann also, dies geht aus meinen und meiner Vorgänger Untersuchungen klar hervor, niemals aus großer Staminalzahl bei den Centrospermen auf die Zahl der Blütenblattkreise schließen; diese muß aus vergleichender Untersuchung, von klaren Verhältnissen ausgehend, eruiert werden.

Ein gleiches gilt von den Karpiden. Diese sind innerhalb der hier zu betrachtenden Familien allerdings nur bei wenigen Formen, nämlich innerhalb der Gattung *Phytolacca* bei mehreren Arten, in Überzahl vorhanden. Aber dieser Spezialfall hat doch dazu geführt, den *Phytolacca*-Arten fünf Blütenblattkreise zuzuschreiben.

So wurden bis auf meine und meiner Vorgänger Untersuchungen 5, 4 und 3 Phyllomkreise angenommen, eine Variabilität, die offenbar dem streng geschlossenen systematischen Charakter der Reihe nicht entspricht.

Durch den Nachweis Walters[1]), daß auch bei den mit Karpell-Überzahl versehenen *Phytolacca*-Arten nur ein Karpellkreis vorliegt, durch den bei allen hierher gehörigen Familien möglich gewordenen Nachweis, daß bei Vorhandensein nur eines Staminalkreises ein zweiter mit Sicherheit ergänzt werden muß, wurde die Centrospermen-Blüte als dem Typus nach 4-kreisig festgestellt.

Bei den Blüten der höheren Caryophyllaceen scheinen zwar fünf Kreise vorzuliegen; aber sowohl von Walter wie besonders von Lüders[2]) aufgefundene seriale Dédoublementsfälle, in denen das äußere Dédoublementsglied zum Petalum wird, während das innere seinen Staminalcharakter beibehält, zeigen den Weg, auf welchem die Vermehrung der Blütenteile der höheren Caryophyllaceen zustande gekommen ist.

Wenn das Folgende auch in das Gebiet der phylogenetischen Spekulation gehört, so sei es doch aufgeführt:

Unter den vielfach abstrakten phylogenetischen Verknüpfungen zwischen Pflanzenfamilien, welche Hallier vorgenommen hat, findet sich auch die Ableitung der *Primulales*, speziell der *Plumbaginaceae* von den Centrospermen. Hallier hat diese Ableitung seiner Arbeitsweise gemäß nur nach äußeren Ähnlichkeiten vorgenommen. Mir scheint sie auch innerlich begründet zu sein. Ganz abgesehen von der »centrospermen« Ovularstellung der *Primulales* wurde schon von Pfeffer darauf hingewiesen, daß bei *Primula* die Staubgefäße mit den Tepalen zusammen als einfache Primordien entstehen und sich durch seriale Spaltung im Verlauf der Entwicklung differenzieren. Hier liegt also gleichfalls diejenige Entstehung vor, welche von Lüders für die morphologische Würdigung der 5-kreisigen Caryophyllaceen-Blüten gefordert wird. Sind die *Primulales* wirklich den Centrospermen verwandt, so würde ihr Blütenbau genau ebenso zu erklären sein wie derjenige z. B. von *Silene*; an das 4-kreisige Normaldiagramm der Centrospermen würden sie derart anzuschließen sein, daß der Kelch dem einfachen Perianth der niederen Centrospermen, die Blumenkrone zusammen mit dem zweiten Staminalkreis dem ersten Staubgefäß-

1) Walter l. c. p. 17 ff.

2) Lüders, Systematische Untersuchungen über die Caryophyllaceen mit einfachem Diagramm. Dissert. Halle 1907.

kreis, die alternitepalen Stamina dem zweiten Staminalkreise entsprechen würden. — Diese Erwägungen würden zugleich die Obdiplostemonie z. B. der höheren Caryophyllaceen erklären.

Alle diese Folgerungen sind aber rein theoretischer Natur; sie können im allgemeinen nur auf vergleichend-morphologische Studien begründet werden und werden wesentlich durch Verwendung rudimentärer Organe für die Diagramm-Erklärungen gestützt.

Im übrigen haben die hier zusammengefaßten Arbeiten über die Centrospermen-Reihe ergeben, daß sehr vielfach mechanische Ursachen für die Anschlußverhältnisse in den Blütenteilen vorhanden sind. Wie die Zahl der Karpiden bei *Phytolacca* durch die Zahl der nach innen stehenden Stamina bedingt wird, so ist auch die Obdiplostemonie der *Aizoaceae* allein von der Stellung der wirklich vorhandenen, nicht der theoretisch zu ergänzenden Stamina abhängig.

Eine merkwürdige Ausnahme bezüglich der Zahl der Stamina und Karpiden machen von der allgemeinen Regel, daß die Anzahl der inneren Staubgefäße diejenige der Karpiden bestimmt, die *Rivinieae* unter den *Phytolaccaceae* und die gesamten *Nyctaginiaceae*, insofern als hier stets nur ein Karpellblatt, selbst bei reichlich vorhandenen Stamina, vorliegt. Dies innerhalb der Centrospermen auffällige Verhalten nähert die beiden Gruppen von einander beträchtlich.

Wurden oben theoretische Anschauungen über den Anschluß der Centrospermen nach oben, an die *Primulales*, auseinandergesetzt, so geben die diagrammatischen Verhältnisse unserer Gruppe auch Veranlassung, über den Anschluß nach unten, an die *Ochreatae*, zu sprechen.

Über das Diagramm der *Polygonaceae* fehlen noch eingehende Arbeiten. Besonders dürfte auch hier die Frage zu prüfen sein, ob die 5-Zähligkeit der *Polygonum*-Blüten mit ihren superponierten Staubgefäßen wirklich auf spiralige Anordnung der Blütenteile zurückzuführen ist, wie dies Eichler [1]) will. Gelang es, bei den Centrospermen die Anomalie, daß in einer eng geschlossenen Verwandtschaftsgruppe spiraliger und zyklischer Bau angegeben wurden, mit guten Gründen zu beseitigen, so dürfte auch die Gruppe der *Ochreatae* zu gleichen Untersuchungen locken.

Jedenfalls trägt hier der 3-zählige Blütenbau von *Rheum* und *Rumex* in seinen Zahlenverhältnissen ein Merkmal großer Ursprünglichkeit und schließt an die 3-zähligen *Ranales* an. Wird dies anerkannt, so müßte versucht werden, das 5-zählige Perianth in sich folgende 3- und 2-zählige Kreise aufzulösen; die Tatsache, daß die Dédoublements-Verhältnisse der Stamina bei *Polygonum* identisch werden mit denen bei *Rheum*, wenn man die *Polygonum*-Blüte aus abwechselnd 3- und 2-zähligen Quirlen konstruiert, scheint mir darauf hinzudeuten, daß die Berechtigung dieser

---

1) Eichler l. c. p. 73 ff.

Annahme näher geprüft würde. Die gleiche von Eichler[1]) stammende Anschauung über die 5-zählige Gipfelblüte der *Berberis*-Inflorescenz ist allgemein anerkannt.

Mag sich dies nun bei den *Ochreata* verhalten wie es will, jedenfalls geht aus dem Aufbau der niederen Polygonaceen-Gattungen hervor, daß bei dieser Familie 5-kreisiger Blütenaufbau vorliegt. Damit ist eine wesentliche Abweichung gegenüber den Centrospermen gegeben und die Zurechnung der Polygonaceen als Anfang der Centrospermen-Reihe erscheint mir nicht genügend begründet.

Fragen wir nach den ursprünglichsten Formen unserer Reihe, so kann ich mich dem allgemeinen Urteil anschließen, daß diese unter den *Phytolaccaceae* und zwar bei den *Phytolaccoideae-Phytolacceae* zu suchen sind. Die Apokarpie des Gynöceums ist für die Anweisung der primären Stellung dieser Gruppe entscheidend; gleichfalls sehr ursprüngliche Typen stellen die *Phytolaccoideae-Gyrostemoneae* sowie die *Stegnospermoideae* dar.

Abgeleitet sind jedenfalls die *Phytolaccoideae-Rivineae* mit ihrer Oligomerie im Karpellkreis, eine Eigenschaft, die sich bei den *Nyctaginiaceae* gleichfalls findet und diese Familie direkt an die *Rivinieae* anreihen läßt.

Von den *Stegnospermoideae* hat Müller bereits den Übergang zu den Aizoaceen-Formenkreisen bei den *Orygieae* gesucht; speziell die Gattung *Macarthuria* kommt hier in Frage. Aber auch die *Limeum*-Gruppe, die nach Müllers Aufnahmen sicher zu den Aizoaceen gehört, ist in gewissem Sinne intermediär zwischen den *Phytolaccaceae* und den höheren *Aizoaceae*, und ferner bieten die *Gisekieae* durch apokarpe Früchte primäre, an den *Phytolaccaceae* erinnernde Merkmale.

Fest steht demnach, daß die *Phytolaccaceae* und *Aizoaceae* außerordentlich nahe verknüpft sind.

Nicht so klar kann dies bezüglich namhaft zu machender Formenkreise von den *Phytolaccaceae-Rivinieae* und *Nyctaginiaceae* ausgesagt werden. Nur die diagrammatische Übereinstimmung ist groß, die heute lebenden Formen aber zeigen so große Unterschiede bezüglich der Ausbildung aller Teile, daß man für die Ableitung der *Nyctaginiaceae* von *Rivinieae* ausgestorbene Formen der letzteren zu Hilfe nehmen muß.

Wie diese ausgestorbene Form zu denken ist, zeigt das ihr jedenfalls am nächsten stehende *Phaeoptilon*. Hier ist für die Einordnung bei den Nyctaginiaceen (außer der Anatomie) bestimmend allein das unterständige aus einem Blatt gebildete Karpell. Daß diese Monomerie aus höheren Zahlenverhältnissen sich ableitet, geht daraus hervor, daß von Radlkofer noch sterile, apokarpe Karpelle neben den fertilen gefunden wurden.

Aus der Tatsache, daß bei *Phaeoptilon* überschüssig auftretende Karpelle mit den normalen nicht verwachsen sind, folgerte ich oben, daß

1) Eichler l. c. p. 135.

Agdestis phylogenetisch mit *Phaeoptilon* nichts zu tun hat, obgleich hier regelmäßig mehrere (4) Karpellblätter zur Entwicklung gelangen.

Die Gattung *Agdestis* ist aber trotzdem bei den *Nyctaginiaceae-Leucasteroideae* unterzubringen. Sie teilt bis auf die Mehrzähligkeit des Ovars alle Eigenschaften mit den echten *Leucasteroideae* und ist als eine ursprüngliche Form dieser anzusehen.

Daß *Agdestis* bisher noch nicht zu den *Leucasteroideae* gestellt wurde, hat allein seinen Grund darin, daß die Monokarpellie als eine der wichtigsten Charaktere der *Nyctaginiaceae* angesehen wurde. Doch kann man sie nicht als solchen betrachten, denn in allen nächstverwandten Familien finden sich pleio- und monokarpellate Formen vereinigt, z. B. die *Rivineae* unter den *Phytolaccaceae* und die Gattung *Adenogramme* unter den *Aizoaceae*.

So dürfen wir wohl sagen, daß die Zusammenhänge zwischen den *Phytolacaceae, Nyctaginiaceae* und *Aizoaceae* geklärt sind. Bereits Lüders hat darauf hingewiesen, daß das wichtigste verbindende Merkmal dieser Familie in ihrer Eigenschaft besteht, daß jedes Karpellblatt sich mil Rändern in sich selbst schließt, derart, daß bei mehrblättrigen Karpellen die Fruchtknoten stets gefächert sind.

Im Gegensatz dazu sind im gleichen Fall die Fruchtknoten der *Portulacaceae, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae, Amarantaceae* ungefächert; dies Merkmal unterscheidet die Familiengruppe innerhalb der Centrospermen sehr scharf.

Fragen wir nun, wie der Anschluß der letztgenannten Gruppe an die erste, primäre zu denken ist, so erscheint mir nicht zweifelhaft, daß wir es nicht mit homogenen Formenkreisen zu tun haben.

Für die weit fortentwickelten, in jeder Beziehung hochorganisierten *Portulacaceae* hat Franz[1]) direkt die Stelle angegeben, wo diese Familie sich wahrscheinlich von gleichfalls hochentwickelten Formen der *Aizoaceae* abzweigt. Dagegen bieten die als ursprünglich erkannten *Caryophyllaceae* mit einfachem Diagramm ebenso wie die *Chenopodiaceae* und *Amarantaceae* keine Möglichkeit einer Anlehnung an die *Aizoaceae*.

Für sie ist bereits seit langem durch Pax auf die nahen Beziehungen zwischen *Microtea* und den *Chenopodiaceae* hingewiesen worden. Walter hat dies nicht nur bestätigt, sondern auch *Microtea* direkt den *Chenopodiaceae* zugewiesen. Aber nur die Eigenschaft, daß die beiden Karpellblätter von *Microtea* eine gemeinsame Höhle einschließen, berechtigt zu diesem Vorgehen. Sonst ist *Microtea* mit seinen sicher vorhandenen zwei Staminalkreisen eine Form, die sich (auch der ganze Aufbau speziell der Inflorescenzen zeigt dies) den *Phytolaccaceae* anlehnt.

---

1) Franz, Beiträge zur Kenntnis der *Portulacaceae* und *Basellaceae*. Dissert. Halle a. S. 1908, S. 49.

Bei genauer diagrammatischer Durcharbeitung der *Chenopodiaceae* und *Amarantaceae*, besonders auch der wenig bekannten anomalen Genera dieser Familie (zu denen z. B. *Achatocarpus Phaulothamnus* gehören), werden sich noch weitere Anlehnungen finden, die auch den noch zwischen den *Chenopodiaceae* und *Scleranthus* als primärster Caryophyllacee vorhandenen Spalt noch schließen werden.

Während in der hier skizzierten Weise das Studium der Diagramme einen recht befriedigenden Einblick in den Aufbau des Centrospermen-Systems geliefert hat, konnte die systematische Anatomie nichts wirklich Gemeinsames zutage fördern.

Selbst die wichtigsten Merkmale: anomales Dickenwachstum von Wurzel und Stamm, Anwesenheit oder Abwesenheit der Markstrahlen im Holz, sind nicht konstant; sie variieren innerhalb aller Familien, wenn sie auch gute Gruppenunterschiede innerhalb der Familien geben. Durch Franz [1]) wurde sogar nachgewisen, daß bei den *Montioideae* bikollaterale Gefäßbündel vorkommen. Dies Merkmal, das bei den Sympetalen große Familiengruppen vereinigt, tritt bei den Centrospermen nur in einem ganz eng begrenzten Formenkreise auf.

Von den niederen Merkmalen der systematischen Anatomie: den Spaltöffnungstypen, dem Auftreten des Kalkoxalats usw. muß ich ganz schweigen. Charakterisierung von Unterfamilien oder auch Gattungen, aber kein Einblick in die Phylogenie der Formenkreise ist bei den Centrospermen von der Anwendung der anatomischen Methode zu erwarten.

Vorliegende Arbeit wurde ausgeführt auf Anregung und unter Anleitung des Herrn Prof. Dr. Mez, durch dessen Bemühungen ich auch das Material zu meinen Untersuchungen erhielt. Es sei mir gestattet, für die mir zu teil gewordene liebenswürdige Unterstützung auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

---

1) Franz l. c. p. 45.

Inhalt.